Composition et variations spatio-temporelles du régime alimentaire de *Trachurus trachurus* (Carangidae) de la côte atlantique marocaine

par

Fatima WAHBI* (1, 3), François LE LOC'H (2), Amina BERREHO (1), Aissa BENAZZOUZ (1), Abdelouahed BEN MHMED (1) & Ahmed ERRHIF (3)



Résumé. – Le régime alimentaire du chinchard d'Europe, *Trachurus trachurus* (Linnaeus, 1758), a été étudié au sud de la côte Atlantique marocaine, entre cap Blanc et cap Boujdour (21°00'N-26°30'N). L'échantillonnage a été réalisé durant les saisons chaude (juin-juillet-août) et froide (novembre-décembre) en 2007 et 2008. L'analyse du contenu stomacal de 456 individus a montré que le régime alimentaire de *T. trachurus* est diversifié, composé essentiellement de crustacés pélagiques qui représentent ses proies préférentielles. Une analyse en composante principale normée, associée à un test de permutations, a mis en évidence une variation du régime alimentaire en fonction des périodes d'échantillonnage. Une analyse de variance multiple (MANOVA) appliquée sur la période des campagnes, la position latitudinale des stations, la profondeur de chalutage et la taille des individus a permis de mettre en exergue les déterminants de cette variation. Il en ressort que *T. trachurus* présente une variabilité significative du régime alimentaire avec des seuils élevés pour les facteurs saison et espace.

Received: 21 Jul. 2014
Accepted: 4 Jun. 2015
Editor: E. Dufour

Key words
Carangidae
Trachurus trachurus
Atlantic
Morocco
Diet

Abstract. – Composition and spatiotemporal variations in the diet of Atlantic horse mackerel *Trachurus trachurus* from the Atlantic coast of Southern Morocco.

A study of the diet of the Atlantic horse mackerel *Trachurus trachurus* (Linnaeus, 1758) was carried out on the Atlantic coast of Southern Morocco, located from Cap Boujdour to Cap Blanc (26º30'N-21ºN latitude). This area is characterized by a permanent upwelling and is among the highly productive ecosystems of the world-wide ocean. The diet of *T. trachurus* was studied through qualitative and quantitative analysis of stomach contents. Samples were collected during the warm (June-July-August) and the cold seasons (November-December) in 2007 and 2008. Acoustic surveys were carried out on board of the Moroccan *Amir Moulay Abdellah* and the Russian *Atlantida* oceanographic vessels. A total of 456 stomachs were analyzed, exhibiting a diversified food spectrum. According to the results of the index of relative importance (%IRI), which takes into account weight, number and frequency of occurrence, the pelagic crustaceans (%IRI = 80.15%), mainly Copepoda, are considered the preferential prey for *T. trachurus*. Molluscs (%IRI = 16.76%) are secondary prey and fishes (%IRI = 2.91%) are complementary prey while Siphonophora, Chaetognatha, Appendicularian and Annelids polycheata are accidental prey (%IRI < 1%). A Principal Component Analysis combined with a permutation test highlighted a significant difference in diet according to the sampling periods. A MANOVA test applied to the survey periods, the latitudinal position of the stations, the depth of trawling and size of individuals highlighted the determinant factors of this variation. It appears that *T. trachurus* exhibits significant diet variability with high thresholds for season and space factors.

Le chinchard d'Europe [*Trachurus trachurus* (Linnaeus, 1758)] est une espèce semi-pélagique répartie principalement sur le plateau continental de l'Atlantique Nord-Est, de la Norvège au Sénégal, et en Méditerranée, mais certains individus peuvent aller jusqu'à 500 m de profondeur (Whitehead et *al*., 1986). Sa répartition verticale est différente entre le jour et la nuit. Il forme des bancs dans les eaux intermédiaires et les eaux du fond pendant la journée, alors que ces bancs se dispersent pendant la nuit, formant une seule couche près du fond (Macer, 1977). Le long des côtes ouest-africaines, cette espèce se répartit sur la côte à plus de 300 m de profondeur, avec une préférence pour les secteurs les plus profonds du plateau continental (FAO, 2001).

Au Maroc, le chinchard d'Europe occupe une place importante dans les débarquements des petits pélagiques après la sardine [*Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792)] et le maquereau (*Scomber japonicus* Houttuyn, 1782*)*. Les captures moyennes de cette espèce, au cours des dix dernières années, sont estimées à 52 000 tonnes par an, dont 83% sont réalisées entre cap Boujdour et cap Blanc (FAO, 2012).

Comme pour les autres espèces [*Sardina pilchardus*, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758), *Scomber japonicus*, *Sardinella* spp. Valenciennes *in* Cuvier & Valenciennes, 1847], *T. trachurus* a un comportement grégaire, ce qui l'implique dans différents types d'interactions trophiques (Barbault, 1992) qui jouent un rôle décisif dans le fonctionne-

(1) Institut national de recherche halieutique, 2 boulevard Sidi Abderrahmane, 20030 Casablanca, Maroc. [aminaberraho@gmail.com] [benazzouzinrh@gmail.com] [a.benmhamed@gmail.com]
(2) UMR 6539 LEMAR (CNRS/UBO/IRD/IFREMER), Institut universitaire européen de la mer, Technopôle Brest-Iroise, Rue Dumont d'Urville, 29280 Plouzané, France. [francois.le.loch@ird.fr]
(3) Faculté des sciences Ain Chock, Km 8 Route d'El Jadida, B.P 5366 Maarif Casablanca, Maroc. [aerrhif@yahoo.fr]
* Corresponding author [fatimawahbi67@gmail.com]

ment et la dynamique des écosystèmes marins (Cury et *al*., 2003).

Cependant, très peu d'informations sont disponibles sur son alimentation sur les côtes marocaines. Dans cette optique, une étude basée sur l'analyse des contenus stomacaux a été entreprise au niveau du plateau continental situé entre cap Blanc et cap Boujdour. Elle a pour objectifs 1) d'explorer les variations spatiales de l'alimentation du chinchard d'Europe, 2) de mettre en évidence les changements dans l'alimentation de cette espèce selon les saisons et 3) de déterminer la variabilité de son régime alimentaire en fonction de sa taille.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La zone d'étude est située dans la partie sud du plateau continental Atlantique marocain, comprise entre les latitudes 21°00'N et 26°30'N (cap Blanc-cap Boujdour) (Fig. 1). Les échantillons de *T. trachurus* ont été collectés lors de quatre campagnes de prospection acoustique des petits pélagiques, réalisées en novembre-décembre 2007, juin et novembre 2008, par le navire de recherche marocain "Amir Moulay Abdellah" et en juillet-août 2008 par le navire de recherche russe "Atlantida". Selon un tracé de radiales perpendiculaires à la côte et espacées de 10 miles nautiques, dix à quinze individus ont été prélevés par station lors de l'opération de chalutage expérimental réalisée sur les bancs importants. Ainsi, le nombre de stations défini en fonction de la disponibilité de l'espèce est de 4, 13, 8 et 11 respectivement en novembre-décembre 2007, juin 2008, juillet-août 2008 et novembre 2008 (Fig. 1). Les échantillons sont congelés immédiatement à –20°C afin de bloquer tout processus de digestion (Ferraton, 2007).

Après décongélation, la longueur à la fourche (L_F) des individus est mesurée au centimètre inférieur. La structure globale de taille varie de 11 à 27 cm, avec une dominance des gammes de taille de 17 à 21 cm (Fig. 2A). La décomposition de la structure par campagne montre une variabilité de la gamme de taille avec des modes proches (Fig. 2B). Quatre classes de taille ont été considérées pour l'analyse des préférences alimentaires (11-14, 15-18, 19-22 et 23-27 cm L_F).

Les estomacs sont prélevés et conservés dans une solution de formaldéhyde à 5%. Ils sont ouverts, vidés et leur contenu est examiné à l'œil nu ou à la loupe binoculaire selon la taille des proies. Les différentes proies ingérées sont identifiées jusqu'au niveau taxonomique le plus bas possible. Leur poids est donné au 1 mg près. La détermination taxonomique des différentes proies est réalisée à l'aide de guides appropriés : Chevreux et Fage (1925) pour l'identification du zooplancton, Rose (1933) pour les copépodes et Tregouboff et Rose (1957) pour le plancton. Différents indices ont été calculés (Hureau, 1970) :

– coefficient de vacuité (CV) : rapport exprimé en pourcentage entre le nombre d'estomacs vides et le nombre total d'estomacs examinés ;

– pourcentage en nombre (%N) : exprimé par le rapport en pourcentage du nombre d'individus d'une catégorie de proies par rapport au nombre total des diverses proies ;

– pourcentage en poids (%P) : exprimé par le rapport en pourcentage du poids d'une catégorie de proies par rapport au poids total des diverses proies ;

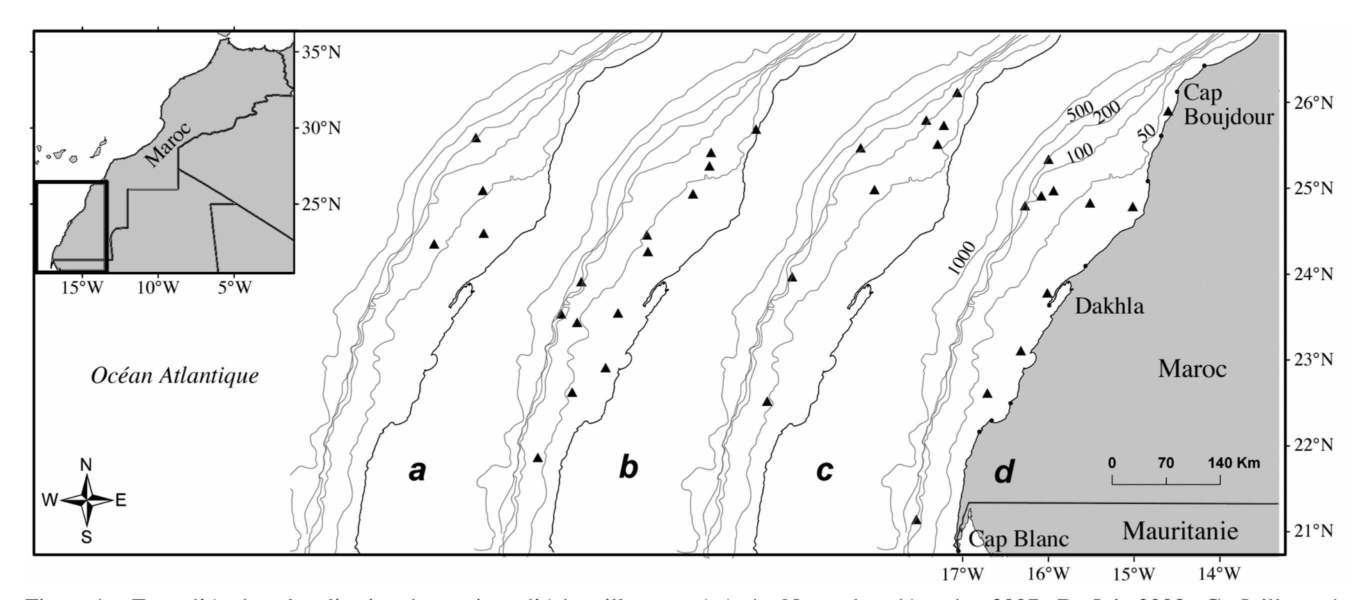


Figure 1. - Zone d'étude et localisation des stations d'échantillonnage (▲). **A** : Novembre-décembre 2007 ; **B** : Juin 2008 ; **C** : Juillet-août 2008 ; **D** : Novembre 2008. *[Study area and sampling localities* (▲). ***A****: November-December 2007;* ***B****: June 2008;* ***C****: July-August 2008;* ***D****: November 2008.]*

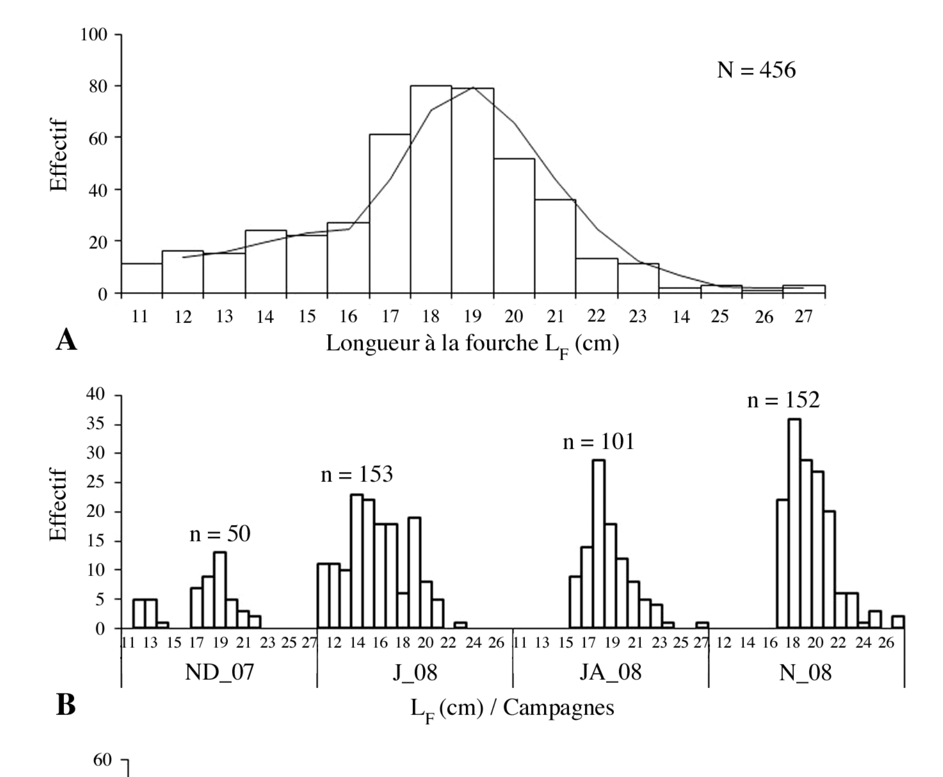


Figure 2. - Structure des tailles des individus de *Trachurus trachurus* échantillonnés. **A** : Structure globale ; **B** : Structure par campagne. *[Size structure of* T. trachurus *sampled.* ***A****: Global structure;* ***B****: Structure by surveys.]*

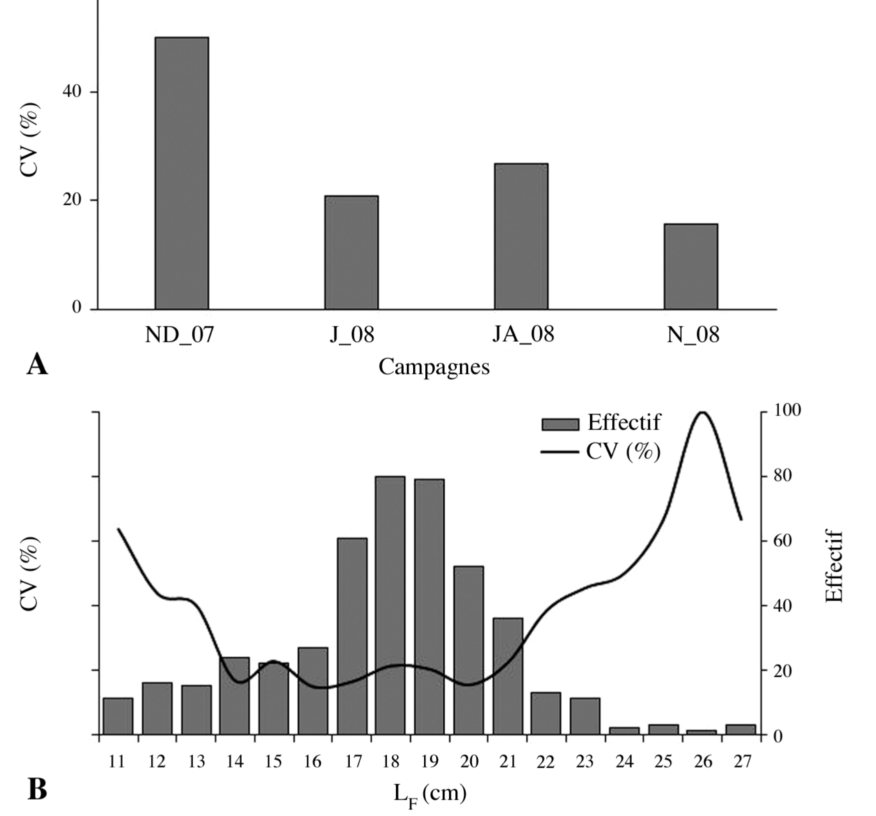


Figure 3. - Variation du coefficient de vacuité. **A** : En fonction des périodes d'échantillonnage ; **B** : En fonction de la taille des individus. *[Variation of the vacuity coefficient.* ***A****: Related to periods of sampling;* ***B****: Related to individual sizes.]*

– fréquence d'occurrence (FO) : exprimée en pourcentage par le rapport du nombre d'estomacs contenant la proie et le nombre total d'estomacs pleins examinés.

La combinaison des mesures de FO, de %N et de %P permet d'obtenir une image du régime alimentaire plus précise que celle obtenue par l'utilisation d'un seul indice, en mini-

Tableau I. - Liste des proies ingérées par *Trachurus trachurus* de la zone sud de l'Atlantique marocaine. *[List of prey ingested by* T. trachurus *in the Southern Moroccan Atlantic coast]*

Groupes	Proies	
Crustacés	Copépodes	Calanidés, euchaetidés, eucalanidés, acartidés, paracalanidés, corycaeidés, non identifiés)
	Décapodes	Larves, zoés, crevettes penaeidés
	Epicarides	Larves, isopodes
	Euphausiacés	Euphausiidés (*Euphausia* sp.)
	Amphipodes	
	Ostracodes	
	Mysidacés	
	Cladocères	Polyphemidés (*Evadne* sp., *Podon* sp.)
	Larves de crustacés	
	Divers crustacés	
Téléostéens	Larves de poisson	Larves d'engraulidés
	Poissons	Engraulidés, clupeidés, myctophidés, non identifiés
Mollusques	Gastéropodes	Ptéropodes
	Bivalves	
Hydrozoaires	Siphonophores	
Chaetognathes	Sagittidés, non identifiés	*Sagitta* sp.
Appendiculaires	Oikopleuridés, non identifiés	
Annélides	Polychètes	

Tableau II. - Composition du régime alimentaire de *Trachurus trachurus* de la zone sud de l'Atlantique marocain : *FO* : fréquence d'occurrence ; *%N* : pourcentage en nombre ; *%P* : pourcentage en poids ; *%IRI* : pourcentage de l'Indice d'Importance Relative. *[Diet composition of* T. trachurus *in the Southern Moroccan Atlantic coast: FO: frequency of occurrence; %N: percentage in number; %P: percentage in weight; %IRI: percentage of Relative Importance Index.]*

Groupe	Proies	%FO	%N	%P	%IRI
Crustacés	Copépodes	43,62	50,73	20,68	48,71
	Euphausiacés	23,62	3,45	33,82	13,77
	Décapodes	21,77	5,77	17,86	8,05
	Ostracodes	29,34	3,27	0,65	1,80
	Amphipodes	20,20	2,65	4,32	2,20
	Mysidacés	21,63	1,68	3,45	1,74
	Cladocères	24,25	1,25	1,66	1,10
	Epicarides	26,12	1,00	1,13	0,87
	Larves de crustacés	7,69	0,28	1,76	0,25
	Non identifiés	23,80	1,85	2,62	1,66
Mollusques	Gastéropodes	34,69	25,53	4,94	16,53
	Bivalves	16,82	0,67	0,21	0,23
Téléostéens	Larves	27,12	0,93	3,54	1,90
	Poissons	18,16	0,54	3,03	1,01
Autres	Siphonophores	14,81	0,06	0,25	0,07
	Chaetognathes	13,10	0,20	0,06	0,05
	Appendiculaires	22,58	0,11	0,01	0,04
	Polychaetes	6,67	0,01	0,01	< 0,01

misant les biais occasionnés par chacun de ces pourcentages. Ainsi, l'indice d'importance relative (IRI) de Pinkas *et al*. (1971) est utilisé :

$$IRI = FO \times (\%N + \%P)$$

L'analyse en composantes principales (ACP) est réalisée sur les FO afin d'étudier la variabilité temporelle du régime alimentaire entre les quatre campagnes menées. Un test de permutations a été utilisé pour tester la significativité des différences observées entre les périodes d'échantillonnage. Une analyse de variance multiple MANOVA non paramétrique a été utilisée pour tester la variabilité de l'alimentation en fonction des périodes des campagnes, des stations, de la profondeur de chalutage et de la taille des individus. La variabilité de l'alimentation par combinaison de la taille des individus avec la profondeur de chalutage a été également analysée. Le choix s'est porté sur un test MANOVA non paramétrique car les données ne présentent pas une distribution normale [test de Shapiro-Wilk ; $p < 0{,}05$, Jarek (2012)]. La variabilité du coefficient de vacuité a été analysée par le test d'indépendance Khi-deux (Sokal et Rohlf, 1981). Les analyses statistiques ont été exécutées sous le logiciel statistique R, version 2.15.3 (R Development Core Team, 2008).

Des informations sur l'environnement physique et les indicateurs de productivité du milieu sont présentées pour interpréter nos résultats sur la variabilité du régime alimentaire de *T. trachurus*. Deux indicateurs environnementaux ont été décrits dans cette étude : l'indice d'upwelling côtier (IUC) et l'indice de chlorophylle moyenne (Chlavg) estimé à partir de l'imagerie satellite de la SST et de la couleur d'eau.

RÉSULTATS

Sur un total de 456 estomacs examinés, 108 étaient vides, ce qui correspond à un CV global de 24%. Le maximum CV est enregistré en novembre-décembre 2007 avec 50% (Fig. 3A). Par rapport à la taille des poissons, le coefficient de vacuité montre une nette fluctuation. Il est relativement élevé chez les petits individus (CV moyen = 49%) et chez les individus de grande taille (CV moyen = 61%). Pour les classes de tailles intermédiaires (14-21 cm), le CV est faible et varie peu (15-23%) (Fig. 3B). Les différences de CV entre

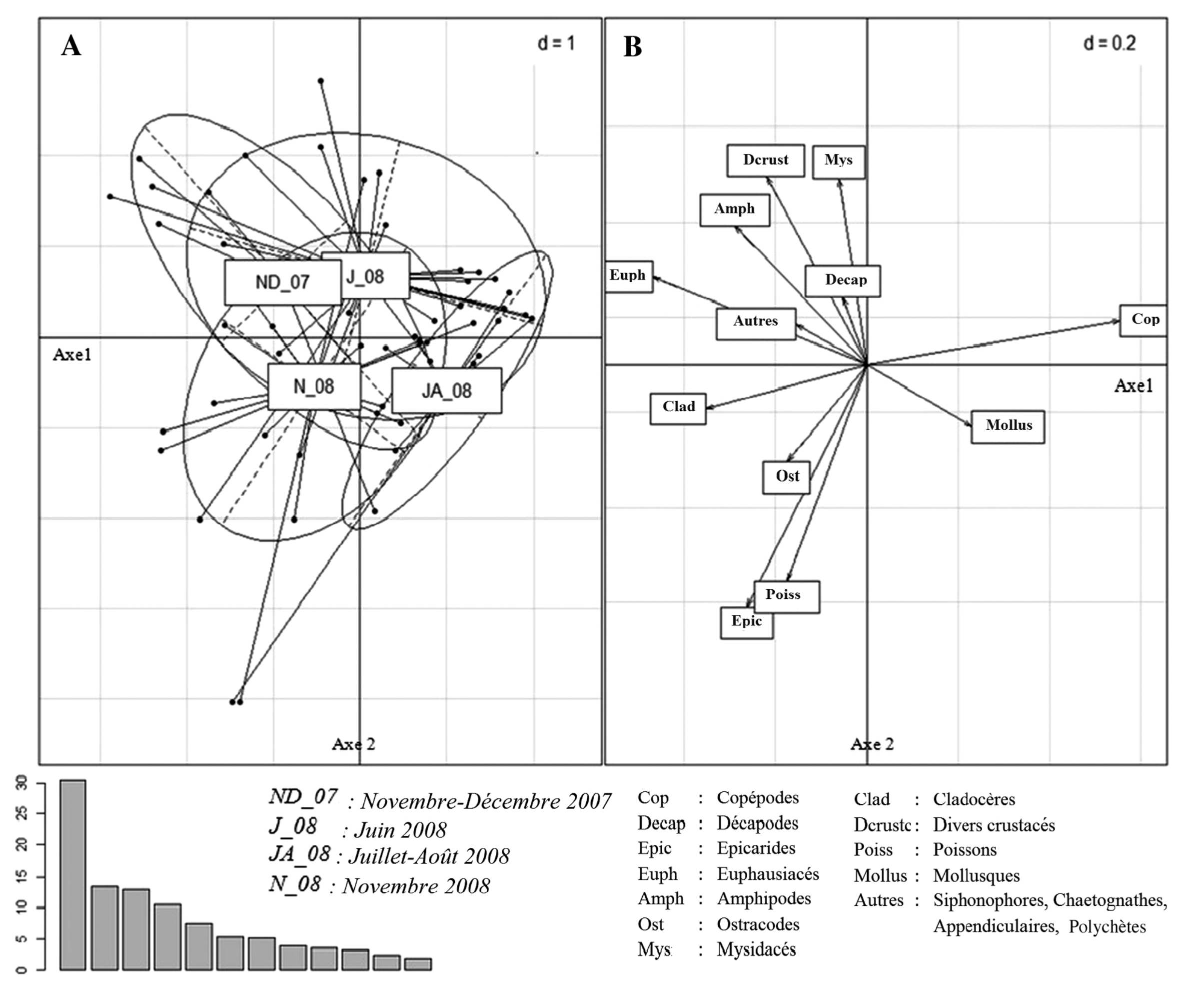


Figure 4. - Analyse en Composantes Principales appliquée sur les fréquences d'occurrences des proies de *Trachurus trachurus*. **A** : Campagnes, **B** : Variables proies. *[Result of Principal Component Analysis on the occurrence of prey of* T. trachurus. ***A**: Surveys; **B**: Prey variables.]*

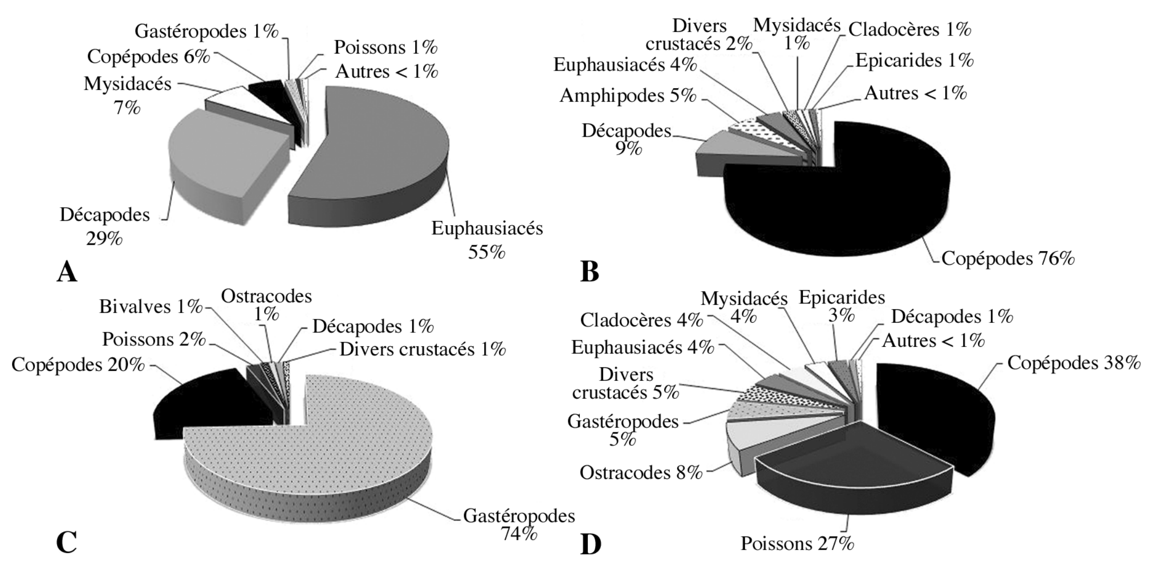


Figure 5. - Variations temporelles du régime alimentaire (%IRI) de *Trachurus trachurus*. **A** : Novembre-décembre 2007 ; **B** : Juin 2008 ; **C** : Juillet-août 2008 ; **D** : Novembre 2008. *[Distribution of* T. trachurus *diet (%IRI). **A**: November-December 2007; **B**: June 2008; **C**: July-August 2008; **D**: November 2008.]*

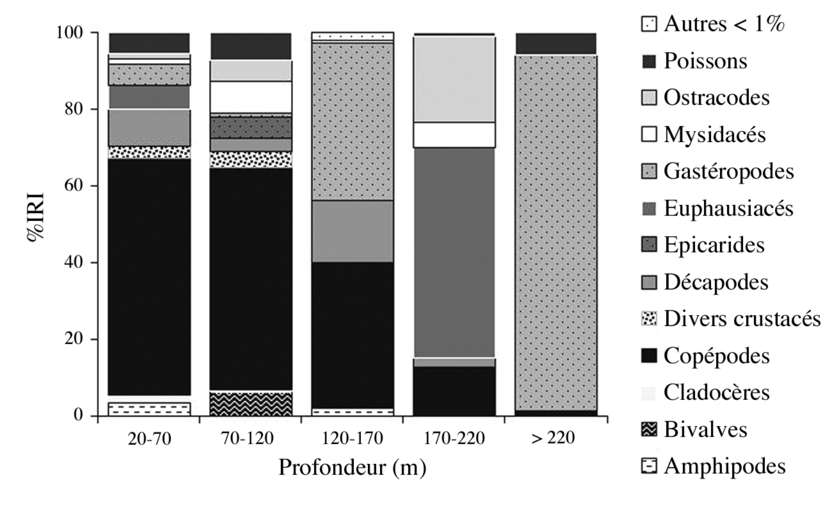


Figure 6. - Variations bathymétriques du régime alimentaire (%IRI) de *Trachurus trachurus*. *[Variation of* T. trachurus *diet in relation to depth.]*

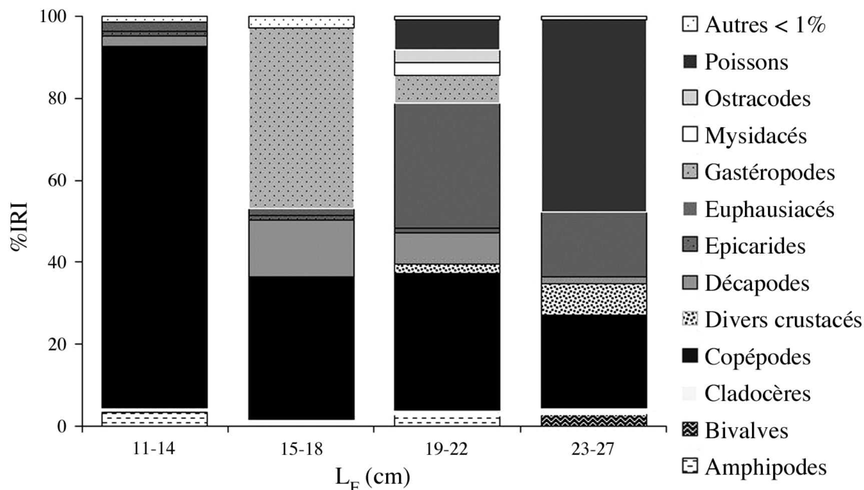


Figure 8. - Variations du régime alimentaire de *Trachurus trachurus* (%IRI) en fonction de la taille des poissons. *[Diet variation of* T. trachurus *according to size classes.]*

classes de taille sont significatives (p-values < 0,001 au seuil de 5%).

Dix-sept taxons ont été identifiés et repartis en quatre groupes principaux (Tab. I) : crustacés, mollusques, téléostéens et un groupe constitué de siphonophores, appendiculaires, chaetognathes et annélides polychètes dont la présence est très faible. Ce dernier groupe est désigné sous le terme “Autres”.

En se basant sur le %IRI (Tab. II), les crustacés pélagiques, principalement les copépodes, constituent les proies préférentielles de *T. trachurus* avec un %IRI de 80,15. Les mollusques, essentiellement les gastéropodes, constituent des proies secondaires (%IRI = 16,76). Les téléostéens représentent des proies complémentaires (%IRI = 2,91), alors que les constituants du groupe “Autres” sont des proies accidentelles.

L’ACP normée met en évidence une variation temporelle du régime alimentaire (Fig. 4) avec une différence entre les périodes d’échantillonnage, bien marquée malgré l’existence de proies communes. Elle est due particulièrement aux euphausiacés en novembre-décembre 2007, aux poissons en novembre 2008, aux mollusques en juillet-août 2008 et amphipodes qui caractérisent la période de juin 2008. Ces différences sont significatives (test de permutation au seuil de 5%). En outre, une variabilité interannuelle a été mise en évidence pour la période froide (2007-2008) (Fig. 5).

La composition alimentaire, exprimée par le pourcentage de l’IRI, est variable sur le plan spatial. Dans les 100 premiers mètres de profondeur, l’alimentation est diversifiée et dominée par les copépodes. Avec l’augmentation de la profondeur, la consommation des copépodes diminue graduellement et elle est compensée par les gastéropodes (Fig. 6). À l’exception des copépodes qui sont omniprésents à des pourcentages variables, il existe une hétérogénéité des proies entre les stations, avec une présence des gastéropodes uniquement au nord de Dakhla (Fig. 7). Les résultats de l’analyse de variance multiple MANOVA non paramétrique mettent en évidence une différence significative (p = 0,005).

Le régime alimentaire de *T. trachurus,* basé sur le pourcentage d’IRI, varie significativement en fonction de la taille

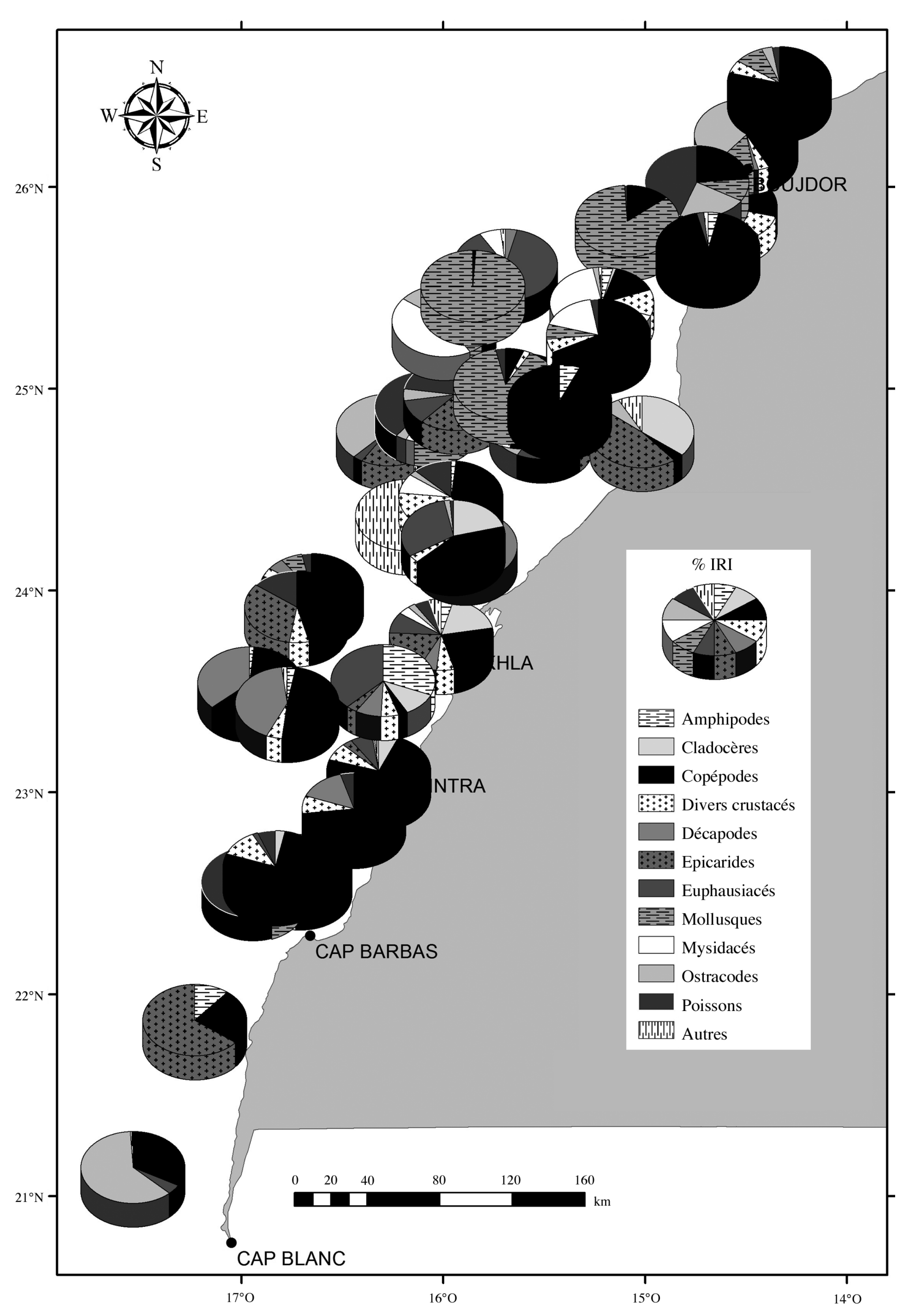


Figure 7. - Variations spatiales du régime alimentaire (%IRI) de *Trachurus trachurus*. *[Spatial variation of the diet (% IRI) of* T. trachurus.*]*

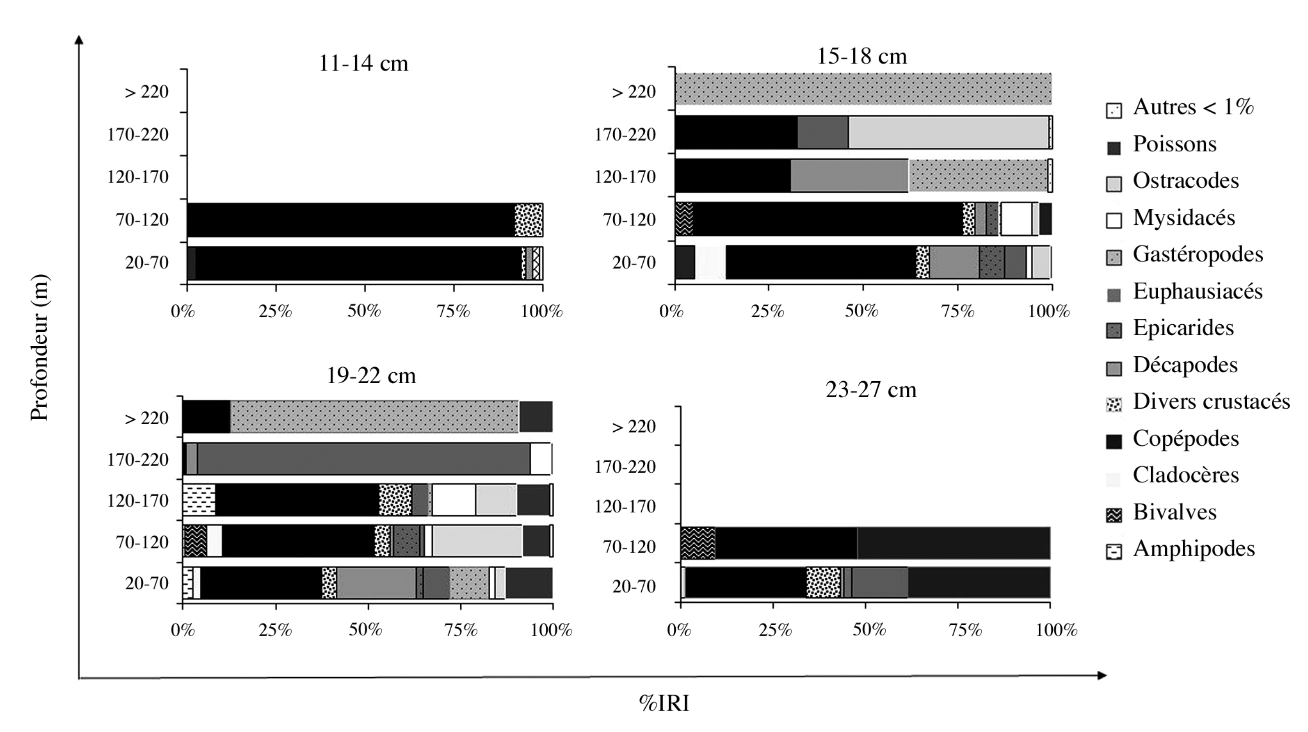


Figure 9. – Variation du régime alimentaire de *Trachurus trachurus* (%IRI) en fonction de la taille et la profondeur de chalutage. *[Diet variation of* T. trachurus *in relation to size and depth.]*

(test MANOVA non paramétrique, p = 0,025). En effet, le régime alimentaire de la classe des petites tailles est dominé par les copépodes et par les grandes proies, comme les poissons, pour la classe des grandes tailles ; alors que chez les classes des tailles intermédiaires, l'alimentation est dominée par les euphausiacés et les gastéropodes (Fig. 8). L'analyse de la variabilité de l'item alimentaire par la combinaison de la taille des individus et la profondeur de chalutage est significative (p = 0,005) avec une forte variabilité pour les classes des tailles intermédiaires qui se répartissent sur tout le plateau continental alors que les deux autres classes se localisent près de la côte (Fig. 9)

DISCUSSION

Le rythme alimentaire de *T. trachurus* varie selon la période d'échantillonnage. Il est faible durant la période de novembre-décembre 2007, où le coefficient de vacuité stomacale est à son maximum (CV = 50%), alors qu'au cours des autres périodes, le taux de vacuité globale ne dépasse pas 24%, ce qui correspond à une activité trophique élevée de l'espèce. Ces variations seraient en relation avec le cycle biologique et migratoire de l'espèce selon Joyeux *et al.* (1991) et Layachi *et al.* (2007) en Méditerranée, Mouny (1998) à l'estuaire de la Seine et Gandega *et al.* (2011) en Mauritanie (Atlantique). La diminution de la prise alimentaire chez la plupart des espèces de poissons est liée à l'activité de reproduction. Les ovaires matures exercent une compression sur le tube digestif de l'espèce, réduisant son activité trophique. C'est ce que nous avons observé en novembre-décembre 2007, sachant que la reproduction de *T. trachurus* s'effectue principalement de novembre à janvier dans la région située entre les latitudes 20-26°N (Boëly et Fréon, 1979). Le stress créé lors de la capture des poissons par les chaluts pélagiques peut avoir aussi un effet sur le taux de vacuité. Sylla *et al.* (2008) ont montré qu'il provoque une régurgitation des proies contenues dans l'estomac de carangidés tel que *Tra-*

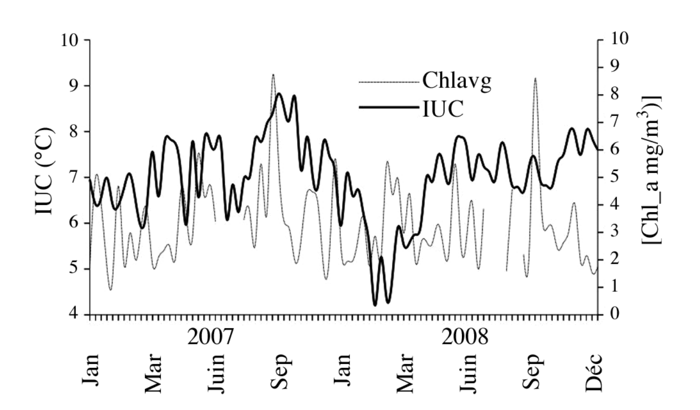


Figure 10. - Variabilité de l'Indice d'Upwelling Côtier (IUC) et de la chlorophylle *a* moyenne (Chlavg) en 2007 et 2008 au niveau de la zone sud de la côte Atlantique marocaine. *[Variability of the Coastal Upwelling Index (CUI) and average of chlorophyll a (Chlavg) in 2007 and 2008 at the southern zone of the Moroccan Atlantic coast.]*

chinotus teraia Cuvier, 1832.

L'analyse des contenus stomacaux a montré que le régime alimentaire de *T. trachurus* est essentiellement planctonophage. Les crustacés pélagiques, notamment les copépodes, constituent l'essentiel des proies ingérées. Les études réalisées en Atlantique et en Méditerranée, principalement au Portugal et en Espagne, ont aussi montré que l'alimentation de *T. trachurus* est composée de crustacés, principalement les euphausiacés, les mysidacés et les décapodes, mais les euphausiacés restent de loin les proies dominantes (BenSalem 1988 ; Olaso *et al.*, 1999 ; Cabral et Murta ; 2002 ; Jardas *et al.*, 2004 ; Santic *et al.*, 2005 ; Garrido *et al.*, 2008 ; Garrido et Murta, 2011). En mer Egée, en plus des euphausiacés, les copépodes et les mysidacés représentent les proies les plus consommées par les classes de petites tailles, alors que les téléostéens constituent la nourriture principale pour les grandes tailles (Bayhan et Sever, 2009). Dans la province atlantico-méditerranéenne, les poissons sont, dans la majorité des cas, de jeunes sardines dont la taille est inférieure à 9 cm ; les gastéropodes, les lamellibranches, les annélides polychètes et les cnidaires complètent le régime alimentaire (BenSalem, 1988). Ce régime est similaire à celui des autres espèces du genre *Trachurus*, telle que *T. mediterraneus* (Steindachner, 1868) en mer Egée centrale, en mer Noire et en mer Adriatique centrale où cette espèce se nourrit principalement de crustacés (copépodes, mysidacés et euphausiacés) et de poissons (Kyrtatos, 1998 ; Santic *et al.*, 2003 ; Yankova *et al.*, 2008).

La composition du régime alimentaire de *T. trachurus* varie entre la période froide (novembre-décembre) et la période chaude (juin-juillet-août), mais aussi au sein de la même saison. Cette variation est en relation avec la variabilité spatio-temporelle de la composition, de l'abondance et de la structure des communautés du phyto- et du zooplancton, qui est étroitement liée aux variations de l'intensité de l'upwelling (Somoue, 2004). La zone d'étude est considérée comme la plus productive car elle est soumise à un upwelling quasi permanent et par la présence des Eaux Centrale Sud atlantique (ECSA) (Minas *et al.*, 1982 ; Binet, 1991 ; Makaoui *et al.*, 2005 ; Benazzouz *et al.*, 2014). Ces remontées d'eaux froides riches en nutriments créent des situations originales, fournissant les conditions idéales pour le développement et la diversification du plancton (Somoue *et al.*, 2005 ; Zizah *et al.*, 2012), et par conséquent, la production d'une forte biomasse à différents niveaux de la chaîne trophique (Barber et Smith, 1981 ; Cushing, 1989). Toutefois, des fluctuations de l'intensité de l'upwelling pourraient être à l'origine d'une diversification de la composition planctonique du milieu et par conséquent de l'alimentation de l'espèce. Selon Garrido *et al.* (2008), la saisonnalité de l'upwelling est à l'origine de la variabilité spatio-temporelle du régime alimentaire du *T. trachurus* au large des côtes portugaises. Au cours des années d'étude, l'IUC montre que l'upwelling est présent toute l'année, avec une intensité d'activité élevée en été et en automne. La productivité du milieu retracée par l'indice de chlorophylle moyenne (Chlavg) confirme la richesse du milieu (Fig. 10). De même, la biomasse du méso zooplancton, collectée lors des mêmes périodes d'échantillonnage à l'aide d'un filet Bongo petit modèle (20 cm de diamètre ; 147 μm d'ouverture de mailles), reflète une abondance importante avec une variabilité spatiale plus marquée que la variabilité saisonnière (Fig. 11).

Sur le plan spatial et bathymétrique, le régime alimentaire du chinchard européen change de façon significative. Deux grands groupes ont été identifiés, l'un vers la côte, caractérisé par la dominance des proies planctoniques, l'autre vers le large avec une présence importante des gastéropodes. Cette ségrégation serait davantage en relation avec la distribution des proies et leur disponibilité qu'avec la structure des tailles des individus qui fréquentent les deux zones. Étant donné que l'activité d'upwelling est côtière, elle génère une production planctonique importante près de la côte, ce qui assure une disponibilité permanente de proies planctoniques. Sur le plan vertical, l'alimentation est diversifiée au-dessus de 100 m, mais dominée par les copépodes. Au-delà de cette profondeur, la consommation des copépodes diminue et est compensée par celle des gastéropodes.

Si les individus de grande taille privilégient des proies de plus en plus grandes, comme les poissons et les gastéropodes, leur régime est aussi diversifié que celui des individus de petite taille dont la majorité de proies est composée de copépodes. Ces résultats corroborent ceux trouvés en Atlantique (Quéro et Vayne, 1997) et en Méditerranée (Santic *et al.*, 2013) où le contenu stomacal des juvéniles de *T. trachurus* est composé essentiellement de crustacés copépodes, quels que soient la saison et le lieu de prélèvement. La variation du régime alimentaire des poissons en relation avec la taille reflète l'évolution des préférences alimentaires avec l'âge et l'habilité à capturer les proies de grande taille. En général, la taille des proies augmente avec celle des prédateurs, afin d'optimiser l'énergie dépensée par unité d'effort de prédation (Santic *et al.*, 2003).

À côté de la disponibilité et/ou l'accessibilité des groupes de proies, la diversification du régime alimentaire peut être aussi liée à la morphologie de *T. trachurus*. Selon Karachle et Stergiou (2011), le comportement et les habitudes alimentaires de nombreuses espèces de poissons varient selon la structure de la bouche et la longueur du corps. En effet, les plus grands individus ont une ouverture de bouche plus importante et une vitesse de déplacement plus rapide, leur permettant de saisir des proies de grande taille (Pasquaud *et al.*, 2004). Cette différence ontogénique dans les habitudes alimentaires n'est, cependant, pas spécifique à cette espèce. Elle est également observée chez de nombreux autres espèces dont les changements morphologiques impliquent presque toujours des choix de proies de grandes tailles, suscep-

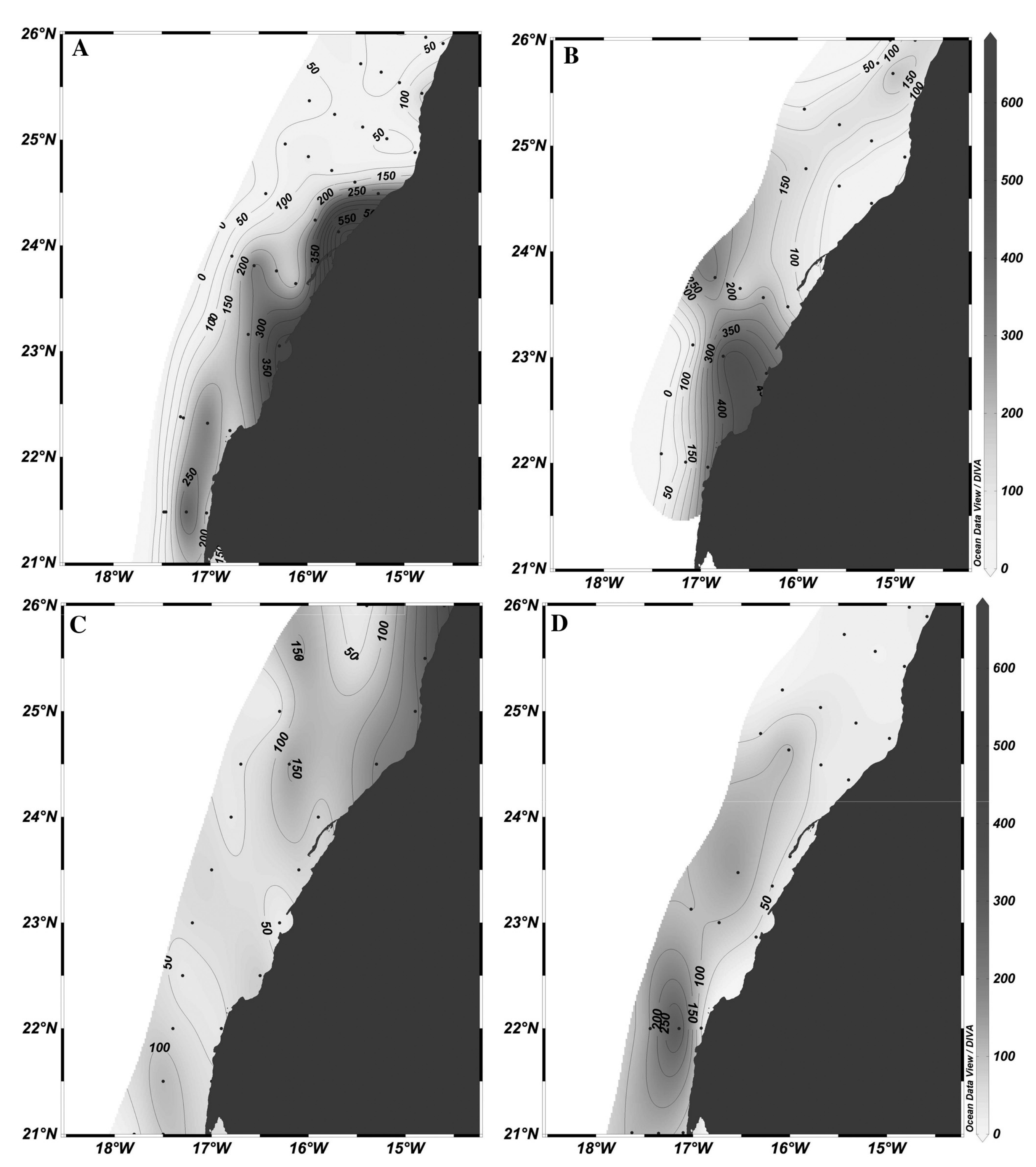


Figure 11. - Distribution de la biomasse humide du zooplancton (mg.m^{-3}). **A** : Novembre-décembre 2007 ; **B** : Juin 2008 ; **C** : Juillet-août 2008 ; **D** : Novembre 2008. *[Distribution of the zooplankton wet biomass (mg.m^{-3}). **A**: November-December 2007; **B**: June 2008; **C**: July-August 2008; **D**: November 2008.]*

tibles de fournir le maximum d'énergie aux prédateurs pour accomplir les fonctions de croissance et de reproduction (Layachi *et al*., 2007 ; Diaha *et al*., 2010 ; El Kamel-Moutalibi *et al*., 2013).

La zone d'étude se caractérise par la cohabitation des trois espèces de chinchards (*T. trachurus*, *T. trecae* Cadenat, 1950 et *Caranx rhonchus* Geoffroy Saint-Hilaire, 1817), dans des proportions variables, en plus des autres espèces de petits pélagiques (sardine, anchois, maquereau et sardinelles). Les clupéidés et les engraulidés sont des planctonophages dont l'alimentation est composée, en grande partie, de phytoplancton pour la sardine et de zooplancton pour l'anchois et les sardinelles (Plounevez et Champalbert, 2000 ; INRH, 2002 ; Ould Taleb, 2005). Concernant les autres espèces de Carangidés, *T. trecae* a une alimentation semblable à celle du *T. trachurus*, composée surtout de décapodes (crevettes), de juvéniles d'anchois, de myctophidés et de carangidés (FAO, 1983 ; COPACE, 1984) ; *C. rhonchus* est plutôt carnassier, consommant essentiellement des poissons, des crevettes et des calmars (FAO, 1983 ; Chavance *et al.*, 1991). Pour le maquereau (*Scomber japonicus*), le régime alimentaire est aussi ichtyoplanctonophage, composé essentiellement de crustacés pélagiques, en plus des poissons et des céphalopodes (Wahbi *et al.*, 2011). En conclusion, toutes les espèces de petits pélagiques peuvent être des compétiteurs potentiels pour *T. trachurus* à différentes phases de son cycle de vie. Toutefois, la coexistence de ces espèces est favorisée par l'hétérogénéité de l'écosystème atlantique marocain et la disponibilité des ressources trophiques.

Remerciements. – Les auteurs remercient les équipes scientifiques et le personnel navigant des navires de recherche, marocain et russe, les chercheurs des Laboratoires d'Océanographie Physique et Biologique de l'Institut National de Recherche Halieutique, pour leur collaboration.

RÉFÉRENCES

BARBAULT R., 1992. - Écologie des Peuplements : Structure, Dynamique et Évolution. 294 p. Paris: Masson.

BARBER R.L. & SMITH R.L., 1981. - Coastal upwelling ecosystems. *In*: Analysis of Marine Ecosystems (Longhurst A., ed.), pp. 31-68. Academic Press.

BAYHAN B. & SEVER T.M., 2009. - Food and feeding habits of the Atlantic Horse Mackerel *Trachurus trachurus*, from the Aegean Sea (Osteichthyes: Carangidae). *Zool. Middle East*, 46: 47-54.

BENAZZOUZ A., MORDANE S., ORBI A., CHAGDALI M., HILMI K., ATILLAH A., PELEGRI J.L. & DEMARCQ H., 2014. - An improved coastal upwelling index from sea surface temperature using satellite-based approach – The case of the Canary Current upwelling system. *Cont. Shelf Res.*, 81: 38-54.

BENSALEM M., 1988. - Régime alimentaire de *Trachurus trachurus* (Linnaeus, 1758) et de *T. mediterraneus* (Steindachner, 1868) (Poissons, Téléostéens, Carangidae) de la province Atlantico-Méditerranéenne. *Cybium*, 12: 247-253.

BINET D., 1991. - Dynamique du plancton dans les eaux côtières ouest-africaines : écosystèmes équilibrés et déséquilibrés. *In*: Pêcheries ouest-africaines, Variabilité, Instabilité et Changement (Cury P. & Roy C., eds), pp. 117-136. Paris: ORSTOM.

BOËLY T. & FREON, P., 1979. - Les ressources pélagiques côtières du golfe de Guinée. *FAO Doc. Tech. Pêches*, 186(1): 13-78.

CABRAL H.N. & MURTA A., 2002. - The diet of blue whiting, hake, horse mackerel and mackerel off Portugal. *J. Appl. Ichtyol.*, 18: 14-23.

CHAVANCE P., BA I. & KRIVOSPITCHENKO S., 1991. - Les ressources pélagiques. *In*: L'Environnement, les Ressources et les Pêcheries de la ZEE Mauritanienne. *Bull. Cent. Nat. Rech. Océanogr. Pêches, Nouadhibou*, 23: 28-72.

CHEVREUX E. & FAGE L. (eds), 1925. - Amphipodes. Faune de France, 9. 488 p. Paris: Lechevalier.

COPACE, 1984. - Recherches soviétiques sur les chinchards et les maquereaux de la zone nord du COPACE. Tech/84/59, 111 p.

CURY P., SHANNON L. & SHIN Y.J., 2003. - The functioning of marine ecosystems: a fisheries perspective. *In:* Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem (Sinclair M. & Valdimarsson G., eds), pp. 103-123. Walingford: CAB International.

CUSHING D.H., 1989. - A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified. *J. Plankton Res.*, 11: 1-13.

DIAHA C.N., N'DA K. & SORO Y., 2010. - Régime alimentaire de *Scomberomorus tritor* (Cuvier, 1831) dans le golfe de Guinée. *Int. J. Biol. Chem. Sci.*, 4(3): 669-680.

EL KAMEL-MOUTALIBI O., MNASRI N., BOUMAÏZA M., REYNAUD C. & CAPAPÉ C., 2013. - Diet of common torpedo *Torpedo torpedo* (Chondrichthyes: Torpedinidae) from the Lagoon of Bizerte (northeastern Tunisia, central Mediterranean). *Cah. Biol. Mar.,* 54: 209-220.

FAO, 1983. - Rapport du deuxième groupe de travail *ad hoc* sur les chinchards et les maquereaux de la zone Nord du COPACE. Nouadhibou, COPACE/ PACE/SERIES/83/27, 188 p.

FAO, 2001. - Rapport du groupe de travail de la FAO sur l'évaluation des petits pélagiques au large de l'Afrique Nord Occidentale. FAO, Rap. Pêches, 657: 1-133.

FAO, 2012. - Science and Management of Small Pelagics. *FAO Fish. Aquacult. Proc.,* 18: 1- 606.

FERRATON F., 2007. - Écologie trophique des juvéniles de merlu (*Merluccius merluccius*) dans le golfe du Lion : implications biologiques de la variabilité spatio-temporelle des ressources alimentaires exploitées dans les zones de nourricerie. Thèse de Doctorat, 189 p. Univ. Montpellier II, France.

GANDEGA C., MOHAMED, M., WAGUE A., GHORBEL M. & CHAFI A., 2011. - Écologie trophique de *Dentex canariensis* (Steindachner, 1881) des côtes de Nouadhibou (Mauritanie). *Science Lib Editions Mersenne*, 3(111101): 1-16. Available at http://www.oceandocs.org/bitstream/handle/1834/4752/Gandega%20Ecologie_trophique_2_.pdf?sequence=1&isAllowed=y

GARRIDO S. & MURTA A., 2011. - Interdecadal and spatial variations of diet composition in horse mackerel *Trachurus trachurus*. *J. Fish Biol.,* 79: 2034-2042.

GARRIDO S., MURTA A.G., MOREIRA A., FERREIRA M.J. & ANGE'LICO M.M., 2008. - Horse mackerel (*Trachurus trachurus*) stomach fullness off Portugal: index calibration and spatio-temporal variations in feeding intensity. *ICES J. Mar. Sci.*, 65: 1662-1669.

HUREAU J., 1970. - Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae). *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 68: 139-164.

INRH, 2002. - Ressources halieutiques : situation et niveau d'exploitation. Rapport technique, 167 p.

JARDAS I., SANTIC M. & PALLAORO A., 2004. - Diet composition and feeding intensity of horse mackerel, *Trachurus trachurus* (Osteichthyes: Carangidae) in the eastern Adriatic. *Mar. Biol.*, 144: 1051-1056.

JAREK S., 2012. - Mvnormtest: Normality test for multivariate variables. R package version 0.1-9. http ://CRAN.R-project.org/package=mvnormtest.

JOYEUX J.C., TOMASINI J. & BOUCHEREAU J.L., 1991. - Le régime alimentaire de *Gobius niger* Linné, 1758 (Teleostei, Gobiidae) dans la lagune de Mauguio. *Ann. Sci. Nat.*, sér. 13, 12: 57-69.

KARACHLE P.K. & STERGIOU K.I., 2011. - Mouth allometry and feeding habits of some Mediterranean fishes. *Acta Ichthyol. Piscat.*, 41: 265-275.

KYRTATOS N.A., 1998. - Contribution à la connaissance de la nourriture de *Trachurus mediterraneus* (Steind.) et de son influence sur les chaînes alimentaires de la mer Égée centrale. *Rap. Comm. Int. Mer. Médit.*, 35: 452-453.

LAYACHI M., MELHAOUI M., RAMDANI M. & SROUR A., 2007. - Étude préliminaire du régime alimentaire du rouget-barbet (*Mullus barbatus* L., 1758) de la côte nord-est méditerranéenne du Maroc (Nador) au cours de l'année 2001 (Poissons, Mullidae). *Rapp. Cons. Int. Explor. Mer*, 180: 148-183.

MACER C.T., 1977. - Some aspects of the biology of the horse mackerel [*Trachurus trachurus* (L.)] in waters around Britain. *J. Fish Biol.*, 10: 51-62.

MAKAOUI A., ORBI A., HILMI K., ZIZAH S., LARISSI J. & TALBI M., 2005. -L'upwelling de la côte atlantique du Maroc entre 1994 et 1998. *C. R. Geosci.*, 337: 1518-1524.

MINAS H., CODISPOTIL A. & DUGDALE R., 1982. - Nutrient and primary production in the upwelling region of Northwest Africa. *Rapp. Cons. Int. Explor. Mer*, 180: 148-183.

MOUNY P., 1998. - Structure spatio-temporelle du zooplancton et du suprabenthos de l'estuaire de la Seine. Dynamique et rôle des principales espèces dans la chaîne trophique pélagique. Thèse de Doctorat, 239 p. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France.

OLASO I., CENDRERO O. & ABAUNZA P., 1999. - The diet of the horse mackerel, *Trachurus trachurus* (Linnaeus, 1758), in the Cantabrian Sea (north Spain). *J. Appl. Ichthyol.*, 15: 193-198.

OULD TALEB M.M., 2005. - Les ressources de petits pélagiques en Mauritanie et dans la zone nord ouest africaine : variabilité spatiale et temporelle, dynamique et diagnostic. Thèse de Doctorat, 249 p. École nationale supérieure agronomique de Rennes, France.

PASQUAUD S., GIRARDIN M. & ÉLIE P., 2004. - Étude du régime alimentaire des gobies du genre *Pomatoschistus* (*P. microps* et *P. minutus*) dans l'estuaire de la Gironde (France). *Cybium*, 28(1): 99-106.

PINKAS L., OLIPHANT M. & IVERSON I.L.K., 1971. - Food habitats of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. *Fish. Bull.*, 152: 1-139.

PLOUNEVEZ S. & CHAMPALBERT G., 2000. - Diet, feeding behaviour and trophic activity of the anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Gulf of Lions (Mediterranean Sea). *Oceanol. Acta*, 23: 175-192.

QUÉRO J. & VAYNE J., 1997. - Les Poissons de Mer des Pêches françaises. Identification, Inventaire et Répartition de 209 Espèces. 304 p. Paris: Delachaux et Niestlé.

R Development Core Team, 2008. - R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, http://www.R-project.org.

ROSE M., 1933. - Copépodes pélagiques. Faune de France, 26. 374 p. Paris: P. Lechevalier.

SANTIC M., JARDAS I. & PALLAORO A., 2003. - Feeding habits of Mediterranean horse mackerel, *Trachurus mediterraneus* (Carangidae), in the central Adriatic Sea. *Cybium,* 27: 247-253.

SANTIC M., JARDAS I. & PALLAORO A., 2005. - Feeding habits of horse mackerel, *Trachurus trachurus* (Linnaeus, 1758), from the central Adriatic Sea. *J. Appl. Ichtyol.,* 21: 125-130.

SANTIC M., RADA B. & PALLAORO A., 2013. - Diet of juveniles Mediterranean horse mackerel, *Trachurus mediterraneus* and horse mackerel, *Trachurus trachurus* (Carangidae), from the eastern central Adriatic. *Cah. Biol. Mar.*, 54: 41-48.

SOKAL R. & ROHLF F., 1981. - Biometry: the Principles and Practice of Statistics in Biological Research. 2nd edit., 859 p. San Francisco: W. H. Freeman and Co.

SOMOUE L., 2004. - Structure des communautés planctoniques de l'écosystème pélagique de l'atlantique sud marocain entre cap Boujdor et cap Blanc (26°30'-21°N). Thèse de Doctorat, 211 p. Univ. Hassan II, Ain Chock, Maroc.

SOMOUE L., ELKHIATI N., RAMDANI M., HOAI T.L., ETTAHIRI O., BERRAHO A. & CHI T.D., 2005. - Abundance and structure of copepod communities along the Atlantic coast of southern Morocco. *Acta Adriat.*, 46: 63-76.

SYLLA S., ATSÉ B. & KOUASSI N., 2008. - Régime alimentaire de *Trachinotus teraia* (Carangidae) dans la lagune Ébrié (Côte d'Ivoire). *Cybium*, 32(1): 81-87.

TREGOUBOFF G. & ROSE M., 1957. - Manuel de Planctonologie méditerranéenne. T. I : 587 p. et T. II : 278 p. Paris: CNRS.

WAHBI F., ERRHIF A. & ETTAHIRI O., 2011. - Cycle de reproduction et variabilité du régime alimentaire du maquereau *Scomber japonicus (*Houttuyn, 1782) débarqué au port de Casablanca. *In*: Science and Management of Small Pelagic (Garcia S., Tandstad M. & Caramelo A.M., eds). *FAO Fish. Aquacult. Proc.*, 18: 127-138.

WHITEHEAD P.J.P., BAUCHOT M.L., HUREAU J.C., NIELSEN J. & TORTONESE E., 1986. - Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean. 1473 p. Paris: UNESCO.

YANKOVA M.H., RAYKOV V.S. & FRATEVA P.B., 2008. - Diet Composition of Horse Mackerel, *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev, 1956 (Osteichthyes: Carangidae) in the Bulgarian Black Sea Waters. *Turk. J. Fish. Aquat. Sci.*, 8: 321-327.

ZIZAH S., ETTAHIRI O., SALAH S., YAHYAOUI A. & RAMDANI M., 2012. - Évolution spatio-temporelle des abondances zooplanctoniques au large de la côte atlantique marocaine entre cap Boujdour (26°30'N) et cap Blanc (21°N). *Bull. Inst. Sci.*, 34(2): 79-94.